BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

266

N° 378 MAI-JUIN 1976

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;
— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;
— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin,* 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1976

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
ZOOLOGIE : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
SCIENCES DE LA TERRE : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
BOTANIQUE : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 378, mai-juin 1976, Zoologie 266

L'encéphalisation chez les Urodèles.
I. Analyse volumétrique de l'encéphale et de ses étages : recherche d'un lot d'espèces de « base »

par Michel Thireau *

Résumé. — Ce travail porte sur plus de 10 % de l'effectif mondial d'espèces et de sous-espèces d'Urodèles et sur 75 % des familles. Les potentialités évolutives sont très fortes dans le mésencéphale et surtout dans le métencéphale. Chaque famille représente une radiation adaptative dont le niveau moyen d'évolution définit un certain gradient. Un lien est établi entre le développement d'un étage encéphalique et ses capacités fonctionnelles. Il a été constitué un lot d'espèces de « base » à caractères primitifs.

Abstract. — This work covers more than 10 % of the species and subspecies and 75 % of the families of the Urodeles world population. The evolutionary potentialities are very strong in the mesencephalon and especially in the cerebellum. Each family represents an adaptatory radiation whose mean level of evolution defines a certain gradient. A relationship is established between the development of the gross structure and its functional capacities. A group of « basic » species with primitive characters has been constitued.

SOMMAIRE

* *Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.*

Introduction

Cette étude quantitative interspécifique des Urodèles concerne le volume des unités encéphaliques (l'encéphale et ses étages) corrélées au poids somatique. Nous avons déjà abordé ce sujet avec : l'étude du volume des régions encéphaliques (étages, structures et zones) de *Salamandra salamandra* (L.) (Thireau, 1975*c*) ; la recherche de l'allométrie interspécifique des Urodèles (Thireau, 1975*b*) ; l'estimation de la variabilité volumétrique intraspécifique des unités encéphaliques de *Salamandra salamandra* (L.) (Thireau, 1975*d*), d'*Hydromantes italicus* Dunn et de l'ensemble des Urodèles (Thireau, 1975*e*).

La recherche interspécifique du volume des unités encéphaliques est un mode d'investigation neuroanatomique dont la portée évolutive est manifeste chez les Mammifères : Insectivores (Bauchot, 1963) et Chiroptères (Stephan et Pirlot, 1970). Les Urodèles sont encore peu étudiés à cet égard (Röhrs, 1955). A partir de la loi de dysharmonie de croissance (Teissier, 1948) et d'un ensemble d'indices en dérivant (Bauchot, 1963), nous proposons une approche neuroanatomique évolutive de l'ordre. Dans la perspective d'études détaillées, particulièrement des structures et des zones télencéphaliques, nous avons cherché à définir un lot d'Urodèles primitifs dits de « base » au sens de Bauchot et Stephan, 1966.

Matériel

Ce travail porte sur 46 espèces et sous-espèces d'Urodèles répartis ainsi dans les diverses familles : 21 Salamandridae, 14 Plethodontidae, 5 Ambystomatidae, 3 Hynobiidae, 2 Necturidae et 1 Amphiumidae (tabl. II). Nous jugeons indispensable, même pour un travail de neuroanatomie comparée, d'indiquer l'origine de notre matériel.

La provenance de certaines espèces a déjà été indiquée dans des articles antérieurs. Il s'agit de : *Salamandra s. fastuosa* Schreiber, (Thireau et coll., 1973) ; *Euproctus asper* (Dugès) et *Euproctus a. castelmouliensis* Wolterstorff, (Thireau, 1973*a*) ; *Triturus helveticus* (Razoumowsky), (Thireau, 1973*b*) ; *Triturus alpestris* (Laurenti), *Salamandra s. terrestris* (Lacepède), *Salamandra atra* Laurenti, *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) et *Hydromantes italicus gormani* Lanza, (Thireau, 1975*a*).

D'autres espèces proviennent des localités suivantes : *Ambystoma maculatum* (Shaw), comté de Charles (Maryland, États-Unis), III-70[1] ; *Ambystoma texanum* (Matthes), Columbia (Missouri, États-Unis), V-71 ; *Aneides lugubris* (Hallowell), comté de Contra costa (Californie, États-Unis), II-72 ; *Batrachoseps attenuatus* (Eschscholtz)[2], comté d'Alamada

1. Date de récolte : mars 1970.
2. L'individu retenu pour cette étude a un poids encéphalique frais connu, il ne provient pas du lot étudié dans Thireau, 1975*a*.

(Californie, États-Unis) ; *Bolitoglossa altamazonica* (Cope) Belém (Para, Brésil), XII-72 ; *Chioglossa lusitanica* Bocage, Braga (Minho, Portugal), III-74 ; *Desmognathus monticola* Dunn, comté de Swain (Caroline du Nord, États-Unis) ; *Desmognathus quadramaculatus* (Holbrook), comté d'Haywood (Caroline du Nord, États-Unis), VIII-70 ; *Dicamptodon ensatus* (Eschscholtz), Berkeley (Californie, États-Unis), V-72 ; *Ensatina eschscholtzii* ssp., Berkeley (Californie, États-Unis), IV-70 ; *Ensatina e. xanthoptica* Stebbins, Berkeley (Californie, États-Unis), IV-72 ; *Eurycea longicauda* (Green), comté de Washington (Maryland, États-Unis), V-70 ; *Euproctus montanus* (Savi), Ospedale (Corse), VII-73 ; *Hynobius naevius* (Schlegel), Hiroshima (Honshu, Japon) ; *Hynobius nebulosus* (Schlegel), Kawashima-cho (Skikoku, Japon) ; *Plethodon cinereus* (Green), comté de Carroll (Maryland, États-Unis), IV-70 ; *Plethodon glutinosus* (Green), comté de Bedford (Pennsylvanie, États-Unis, IV-70 ; *Plethodon jordani shermani* Stejneger, comté de Macon (Caroline du Nord, États-Unis) ; *Plethodon richmondi* Netting et Mittleman, comté de Bedford (Pennsylvanie, États-Unis), IV-70 ; *Proteus anguinus* Laurenti, Planina (Slovénie, Yougoslavie), XI-71 ; *Rhyacotriton olympicus* (Gaige), Berkeley (Californie, États-Unis), V-72 ; *Salamandrina terdigitata* (Lacepède), Florence (Italie), XII-74 ; *Taricha granulosa* (Skilton), Berkeley (Californie, États-Unis), III-70 ; *Taricha rivularis* (Twitty), comté de Sonoma (Californie, États-Unis), IV-72 ; *Triturus boscai* (Lataste), Monforte de Lemos (Galice, Espagne), IV-70 ; *Triturus marmoratus* (Latreille), Fontainebleau (Seine-et-Marne, France), IV-70 ; *Triturus montandoni* (Boulenger), Darmanesti (Bacau, Roumanie), V-71 ; *Triturus vulgaris* (Linné), Illois (Seine-Maritime, France), VI-73 ; *Tylototriton verrucosus* Anderson, Rakshe (Népal), V-73.

Enfin quelques espèces nous ont été données ou ont été achetées sans que nous connaissions la localité de leur récolte : *Ambystoma* sp. (au stade axolotl), *Amphiuma tridactylum* Cuvier, *Cynops pyrrhogaster* (Boie), *Eurycea bislineata wilderae* Dunn, *Necturus maculosus* (Rafinesque), *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque), *Pleurodeles waltli* Michahelles, *Triturus cristatus* (Laurenti).

Dans deux autres publications (Thireau, 1973*b* et 1975*a*) nous avons discuté l'incidence du lieu de récolte des individus d'une espèce sur l'estimation des paramètres de la formule d'allométrie ($y = bx^{\alpha}$). Toutefois, nous n'avons pas jugé indispensable (pour les données nouvelles) d'apporter une précision extrême sur la localité de récolte pour des raisons de protection de la nature ou pour respecter les premières mentions (« record » des anglo-saxons) d'animaux qui n'ont pas toujours été récoltés par nous-même.

Méthode

Tous les encéphales ont été fixés (48 H.) au Bouin aqueux à l'exception de ceux de *Desmognathus monticola*, *Desmognathus quadramaculatus* et *Taricha granulosa* fixés (72 H.) dans une solution A.F.A. (alcool 80° : 90, formol 30 % : 10 et acide acétique : 5). Dans les quelques heures qui suivent le début de la fixation, il n'existe pratiquement aucune perte pondérale de l'encéphale, par rapport à la valeur fraîche, pour l'un et l'autre des deux fixateurs. En revanche, le coefficient de rétraction (Thireau, 1975*c*) est inférieur (K = 1,897, Sm % = 11) à la moyenne générale (K = 2,300, Sm % = 10) pour les trois espèces fixées à l'A.F.A. Ceci indiquerait l'existence d'une seconde phase de rétraction, plus importante dans le

Bouin aqueux que dans l'A.F.A. Le détail des coefficients de rétraction individuels apparaît au tableau II. L'erreur standard de 10 % autour de la moyenne montre qu'il est préférable d'utiliser les valeurs individuelles de la rétraction. La coloration est assurée par du crésyl-violet.

La méthode d'estimation du volume de l'encéphale et de ses étages à partir des coupes histologiques et la limite des divers étages ont déjà été donnés dans Thireau, 1975*c*. Compte tenu de lésions inévitables au cours de la dissection de l'encéphale, il nous a semblé préférable de nous en tenir à des résultats partiels pour les espèces suivantes : *Notophthalmus viridescens*, *Proteus anguinus*, *Plethodon jordani shermani* et *Desmognathus quadramaculatus*. Les valeurs pondérales encéphalique et somatique de chaque espèce sont celles d'un individu choisi parmi ceux du lot dont nous disposions. Dans le cas d'un lot important, nous avons calculé l'indice de dispersion $i = b/b^o$ (Thireau, 1975*a*) de chaque individu : ceux dont *i* est faible conviennent le mieux à notre étude. C'est ainsi que nous avons choisi un individu représentatif des 8 espèces suivantes : *Triturus helveticus*, *Triturus alpestris*, *Salamandra atra*, *Salamandra s. fastuosa*, *Salamandra s. terrestris*, *Euproctus asper castelmouliensis*, *Onychodactylus japonicus* et *Hydromantes italicus gormani*. La variabilité dont s'entourent les résultats de leur étude a été déterminée dans Thireau (1975*e*, tabl. IX). Quant aux 38 espèces restantes dont nous disposions en petit nombre, notre choix a été conduit par des considérations à la fois techniques et statistiques. L'individu représentatif de chacune de ces espèces a une variabilité (du poids encéphalique et de chacun de ses étages) que nous avons déjà évaluée (Thireau, 1975*e*, tabl. VIII).

Nous avons expliqué dans d'autres publications (Thireau et coll., 1973, 1973*a*, 1973*b*) le mode de calcul de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique. La méthode est bien entendu identique pour la recherche d'allométries « poids d'un étage encéphalique — poids somatique » (Thireau, 1975*c*). En vue de rendre comparables entre eux les indices des variables liées au poids somatique, il convient préalablement de rechercher une allométrie moyenne généralisable aux 6 liaisons étudiées (poids encéphalique / poids somatique [1], télencéphale / Ps, diencéphale / Ps, mésencéphale / Ps, métencéphale / Ps, myélencéphale / Ps).

Dans ces conditions, il devient possible de rechercher des modes variés de comparaisons. L'on peut comparer ainsi les indices de dispersion d'une espèce à l'autre, pour l'encéphale ou pour chaque étage encéphalique. De même, pour chaque espèce, l'on peut comparer les indices de dispersion de l'encéphale et de ses étages. Le rapport des indices de deux espèces, pour la même unité encéphalique, définit une marge d'évolution (Me). Pour déterminer le niveau d'évolution de chaque espèce, l'on effectue la somme des indices de dispersion de ses étages encéphaliques. Puis, la somme minimale obtenue sert au calcul de l'indice d'évolution d'une espèce (I_e), rapport entre la somme de ses indices de dispersion et cette valeur minimale. La potentialité évolutive de l'encéphale ou de ses étages est déterminée à partir de la variabilité des indices de dispersion autour de la valeur de base ($b^o = 100$). Pour l'ensemble des Urodèles et pour l'encéphale ou ses étages, nous avons recherché la somme des écarts à la valeur 100. La somme minimale obtenue sert au calcul d'un indice de potentialité évolutive de l'encéphale ou de ses étages (Ipe), rapport entre la somme des écarts de ses indices de dispersion (à 100) et la somme minimale. Précisons enfin que le calcul de la variabilité entourant chaque valeur des écarts indiciaires (tabl. III) est une variabilité de variabilité. L'ensemble de cette méthodologie est inspirée de la thèse de Bauchot, 1963.

1. Poids somatique : Ps.

RÉSULTATS

I. Recherche d'une allométrie moyenne pour le calcul d'indices à partir de l'ensemble des liaisons étudiées

Les liaisons étudiées sont soit le poids encéphalique lié au poids somatique (Pe/Ps), soit « poids d'un étage encéphalique — poids somatique » (Pét/Ps). La variable dépendante est un poids frais (ou un volume puisque la densité # 1) reconstitué à partir des coupes histologiques dans des conditions définies par ailleurs (Thireau, 1975*c*). Les valeurs de l'axe majeur réduit (AMR) et du coefficient de corrélation (r) ont une signification en liaison interspécifique, que nous avons déjà discutée (Thireau, 1975*b*). Dans cet article, notre but est de dégager une valeur AMR moyenne généralisable à l'ensemble des liaisons étudiées, de manière à calculer des indices de dispersion comparables d'une liaison à l'autre.

1. **La liaison interspécifique poids encéphalique/poids somatique** (**Pe/Ps**)

Depuis notre article sur ce sujet (Thireau, 1975*b*), nous avons obtenu trois autres Salamandridae, *Chioglossa lusitanica*, *Salamandrina terdigitata* et *Taricha granulosa*, et deux autres Plethodontidae, *Desmognathus quadramaculatus* et *Ensatina eschscholtzii* ssp. Dans nos autres articles (Thireau, 1975*a*, *b*, *e*) nous avons considéré *Hydromantes italicus* Dunn sans distinction subspécifique quant à son encéphale. Le choix d'un individu représentatif du lot d'*Hydromantes italicus* nous a amené à retenir *H. i. gormani*. Nous pensons cependant que l'aire de répartition disjointe (Europe-Californie) du genre fait que le problème mériterait d'être repris et approfondi avec l'étude d'autres espèces ou sous-espèces du genre *Hydromantes*.

Pour rechercher la valeur AMR de la liaison Pe/Ps nous n'avons pas pu disposer des quatre espèces (*Notophthalmus viridescens*, *Proteus anguinus*, *Plethodon jordani shermani* et *Desmognathus quadramaculatus*) dont une partie de l'encéphale a été lésée en cours de dissection. L'individu néoténique *Ambystoma* sp. n'ayant pas été inclus, il reste 41 espèces fournissant un AMR = 0,5391 (r = 0,9612) à partir du poids encéphalique reconstitué (sur coupes) et un AMR = 0,5648 (r = 0,9630) à partir du poids encéphalique frais (après dissection). Nous sommes assez loin du résultat trouvé dans une précédente note (Thireau, 1975*b*) où AMR = 0,607 pour un effectif (n = 40) et une corrélation (r = 0,9665) proches de la présente étude. Comment interpréter de telles différences ? Nous considérons que la baisse du coefficient d'allométrie pour des valeurs encéphaliques fraîches vient de ce que dans un cas (AMR = 0,607) nous avions travaillé sur des données moyennes tandis que dans l'autre cas (AMR = 0,5648) nous retenons un seul individu par espèce. De plus, il intervient une erreur systématique dans la délimitation macroscopique des encéphales (Thireau, 1975*e*). Plus l'encéphale est volumineux, plus on prélève (inconsciemment) de moelle épinière ; aussi l'allométrie est-elle plus forte sur encéphales frais (AMR = 0,5648) qu'avec les mêmes encéphales reconstitués (AMR = 0,5391).

Considérant comme plus proche de la réalité la valeur AMR = 0,5391, il se confirme que l'allométrie pondérale interspécifique (Pe/Ps) des Urodèles est inférieure à la valeur

2/3 exprimant une allométrie de filiation (Bauchot et Platel, 1973). Ce n'est qu'en joignant à ceux des Urodèles les résultats d'une étude semblable chez les Anoures que nous pourrons savoir si, en plus du pas évolutif Urodèles-Anoures (Thireau, 1975*b*), il existe une filiation de classe chez les Amphibiens.

2. Les liaisons interspécifiques « poids d'un étage encéphalique/poids somatique » (Pét/Ps)

Le tableau I donne les résultats du calcul des caractéristiques statistiques des liaisons Pét/Ps. Chacune d'elles comprend dans son effectif l'ensemble des mêmes espèces que pour la liaison Pe/Ps et, selon une répartition apparaissant au tableau II, les 4 espèces dont l'encéphale a été en partie lésé : *Desmognathus quadrimaculatus*, *Notophthalmus viridescens*, *Plethodon jordani shermani* et *Proteus anguinus*. Les liaisons télencéphale/Ps (AMR = 0,5568) et myélencéphale/Ps (AMR = 0,6206) ont une allométrie plus élevée que la liaison Pe/Ps (AMR = 0,5391) ; cela montre que le télencéphale et le myélencéphale augmentent de taille plus vite que l'encéphale lui-même. En revanche, pour les autres liaisons, métencéphale/Ps (AMR = 0,4446), diencéphale/Ps (AMR = 0,4770) et mésencéphale/Ps (AMR = 0,4836) la situation est inverse. En somme l'allométrie Pe/Ps est la résultante d'allométries partielles concernant les divers étages.

Tableau I. — Caractéristiques statistiques des relations Pe/Ps et Pét/Ps chez les Urodèles [1].

Relations	Effectif N [2]	Coefficient d'allométrie AMR [3]	Coefficient de corrélation r
Pe/Ps	41	0,5391	0,9612
Télencéphale/Ps	44	0,5568	0,9547
Diencéphale/Ps	45	0,4770	0,9390
Mésencéphale/Ps	45	0,4836	0,9118
Métencéphale/Ps	43	0,4446	0,6426
Myélencéphale/Ps	42	0,6206	0,9587

1. Poids frais (sur coupes) de l'encéphale (Pe) et de ses étages (Pét), liés au poids somatique (Ps).
2. Voir au tableau II le détail des espèces présentes.
3. Axe majeur réduit.

3. L'allométrie moyenne des liaisons interspécifiques pondérales Pe/Ps et Pét/Ps

Nous savons déjà (Thireau, 1975*a*) que le calcul d'un indice de dispersion repose sur une valeur de base b° (portée à la valeur 100) ordonnée à l'origine de la droite d'allométrie du nuage de points. Les différences d'allométrie d'une liaison à l'autre (Pe/Ps ou Pét/Ps) entraîneraient une variation concomitante dans la valeur des indices de base correspondants. Toute comparaison d'une liaison à l'autre n'est alors possible qu'en recherchant une valeur de base déduite d'une allométrie moyenne calculée à partir de toutes les liaisons (Pe/Ps et Pét/Ps), soit AMR = 0,52. Par rapport aux indices de dispersion calculés avec les allo-

TABLEAU II. — Représentation indiciaire de l'encéphale (Ien, Ie) et de ses étages (Id1 à Id5) chez les Urodèles.

F	Espècss	K	Isn			Id1			Id2			Id3			Id4			Id5			Ie		
	Chioglossa lusitanica	2,429	105	114	123	90	104	118	106	121	136	100	121	142	117	213	309	118	136	154	1,79	2,35	2,90
	Cynops pyrrhogaster	2,194	102	111	120	109	125	141	97	110	123	66	79	92	89	162	235	87	100	113	1,51	1,95	2,38
	Euproctus asper	2,162	86	94	102	81	93	105	84	96	108	69	83	97	44	80	116	97	111	125	1,27	1,56	1,86
	Euproctus a. castelmouliensis	2,708	107	108	109	120	122	124	92	102	112	85	88	91	56	80	104	94	99	104	1,51	1,66	1,81
	Euproctus montanus	2,211	79	86	93	74	85	96	74	84	94	73	88	103	72	131	190	82	94	106	1,27	1,63	1,99
	Notophthalmus viridescens	2,475	-	-	-	-	-	-	78	89	100	99	119	139	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pleurodeles waltl	2,611	79	86	93	77	89	101	76	86	96	66	79	92	38	70	102	80	92	104	1,14	1,41	1,67
	Salamandra atra	2,268	120	121	122	122	125	128	116	129	142	112	115	118	88	126	164	113	119	125	1,86	2,07	2,29
	Salamandra s. fastuosa	2,425	97	97	97	104	104	104	69	76	83	100	105	110	41	70	99	93	99	105	1,38	1,53	1,69
	Salamandra s. terrestris	1,784	110	111	112	111	113	115	108	120	132	111	114	117	67	96	125	100	105	110	1,68	1,85	2,02
I	Salamandrina terdigitata	2,217	84	91	98	79	91	103	84	96	108	97	117	137	60	109	158	64	73	82	1,30	1,64	1,99
	Taricha granulosa	1,744	99	108	117	94	108	122	98	111	124	95	114	133	62	112	162	96	110	124	1,50	1,88	2,25
	Taricha rivularis	2,396	106	115	124	114	131	148	91	103	115	73	88	103	63	114	165	94	108	122	1,47	1,84	2,21
	Triturus alpestris	2,399	105	106	107	118	120	122	86	96	106	106	109	112	79	113	147	77	81	85	1,57	1,75	1,93
	Triturus boscai	2,506	88	96	104	82	94	106	99	113	127	70	84	98	58	105	152	91	105	119	1,35	1,69	2,03
	Triturus cristatus	2,556	99	108	117	103	118	133	92	105	118	85	102	119	66	120	174	83	95	107	1,45	1,82	2,20
	Triturus helveticus	2,612	85	92	99	78	80	82	84	93	102	130	134	138	81	116	151	96	101	106	1,58	1,77	1,96
	Triturus marmoratus	2,114	89	97	105	90	103	116	83	94	105	81	98	115	35	63	91	79	91	103	1,24	1,52	1,79
	Triturus montandoni	2,243	77	84	91	79	91	103	84	95	106	66	80	94	56	102	148	56	64	72	1,15	1,46	1,77
	Triturus vulgaris	2,366	82	89	96	77	88	99	85	97	109	73	88	103	46	84	122	81	93	105	1,22	1,52	1,82
	Tylototriton verrucosus	2,319	86	94	102	83	95	107	92	105	118	72	87	102	15	27	39	84	97	110	1,17	1,39	1,61
	Aneides lugubris	2,816	111	121	131	101	116	131	101	115	129	120	144	168	75	136	197	118	136	154	1,74	2,19	2,63
	Batrachoseps attenuatus	2,025	53	58	63	51	59	67	62	70	78	55	66	77	91	165	239	35	40	45	0,99	1,35	1,71
	Bolitoglossa altamazonica	2,486	105	114	123	107	123	139	111	126	141	103	124	145	128	233	338	68	78	88	1,75	2,31	2,88
	Desmognathus monticola	1,815	70	76	82	53	61	69	66	75	84	90	109	128	39	71	103	90	104	118	1,14	1,42	1,70
	Desmognathus quadramaculatus	2,133	-	-	-	69	79	89	83	94	105	110	132	154	47	86	125	-	-	-	-	-	-
	Ensatina eschscholtzii	2,186	114	124	134	110	127	144	127	144	161	106	128	150	106	192	278	90	103	116	1,82	2,34	2,87
II	Ensatina e. xanthoptica	2,720	161	175	189	156	179	202	148	168	188	170	205	240	152	277	402	140	161	182	2,59	3,34	4,10
	Eurycea bislineata wilderae	2,269	74	80	86	59	68	77	87	99	111	97	117	137	38	69	100	69	79	89	1,18	1,46	1,74
	Eurycea longicauda	2,222	100	109	118	98	113	128	101	115	129	82	99	116	67	122	177	93	107	121	1,49	1,88	2,27
	Hydromantes italicus	2,270	163	165	167	171	176	181	147	166	185	163	164	165	234	289	344	134	140	146	2,87	3,16	3,45
	Plethodon cinereus	2,026	70	76	82	70	80	90	68	77	86	70	84	98	48	88	128	56	64	72	1,05	1,33	1,60
	Plethodon glutinosus	2,126	96	104	112	95	109	123	96	109	122	95	114	133	69	125	181	74	85	96	1,45	1,83	2,21
	Plethodon jordani shermani	2,432	-	-	-	77	89	101	87	99	111	68	82	96	57	104	151	-	-	-	-	-	-
	Plethodon richmondi	2,503	89	97	105	93	107	121	83	94	105	72	87	102	48	88	128	78	90	102	1,26	1,57	1,89
	Ambystoma maculatum	2,255	88	96	104	88	101	114	77	87	97	72	87	102	15	27	39	93	107	121	1,17	1,38	1,60
	Ambystoma sp. (Axolotl)	2,218	98	107	116	93	107	121	81	92	103	72	87	102	62	112	162	124	142	160	1,46	1,82	2,19
III	Ambystoma texanum	2,147	74	80	86	72	83	94	80	91	102	62	75	88	53	97	141	62	71	80	1,11	1,41	1,71
	Dicamptodon ensatus	2,282	101	110	119	83	95	107	89	101	113	107	129	151	48	88	128	137	157	177	1,57	1,93	2,28
	Rhyacotriton olympicus	2,587	125	136	147	105	121	137	140	159	178	163	196	229	117	213	309	109	125	141	2,14	2,75	3,36
	Hynobius naevius	2,360	81	88	95	76	87	98	88	100	112	56	68	80	53	97	141	86	99	112	1,21	1,52	1,83
IV	Hynobius nebulosus	2,410	84	91	98	69	79	89	104	118	132	84	101	118	29	53	77	90	103	116	1,27	1,53	1,80
	Onychodactylus japonicus	2,277	101	102	103	87	89	91	91	101	111	111	114	117	132	189	246	127	134	141	1,85	2,12	2,39
V	Necturus maculosus	2,287	96	104	112	93	107	121	82	93	104	52	63	74	26	30	34	124	142	160	1,27	1,47	1,67
	Proteus anguinus	2,021	-	-	-	87	100	113	55	63	71	55	66	77	-	-	-	117	134	151	-	-	-
VI	Amphiuma tridactylum	2,185	67	73	79	71	82	93	38	43	48	39	47	55	15	28	41	84	96	108	0,83	1,00	1,17

Liste des abréviations employées en tête de colonnes:
F = familles : I Salamandridae, II Plethodontidae, III Ambystomatidae, IV Hynobiidas, V Proteidae, VI Amphiumidae.
K = coefficient de rétraction entre encéphale frais et sur lames (K moyen = 2,3 avec Sm°/° = 10).
Ien = indice d'encéphalisation.
Id = indice de dispersion : 1 télencéphale, 2 diencéphale, 3 mésencéphale, 4 métencéphals, 5 myélencéphale.
Ie = indice d'évolution.
Nota : la valeur indiciaire moyenne (au centre de chaque colonne) est encadrée de sa variabilité.

métries propres à chaque liaison, le calcul de ceux-ci à partir d'une allométrie moyenne introduit une variation s'accentuant avec l'écart entre l'allométrie moyenne et l'allométrie propre à la distribution. De manière à percevoir l'importance du phénomène, nous avons calculé les indices de dispersion des points dans les cas extrêmes des liaisons myélencéphale/Ps (AMR propre = 0,6206, AMR moyen = 0,52) et métencéphale/Ps (AMR propre = 0,4446, AMR moyen = 0,52). La variabilité moyenne de l'écart entre les indices de dispersion pour chacune des allométries est de 9,95 % pour la liaison myélencéphale/Ps et 8,21 % pour la liaison métencéphale/Ps. Bien entendu, comparées à celles des autres liaisons, ces situations sont extrêmes. De notre position nous pouvons conclure avec Bauchot, 1963 que : « *Cette entorse à la signification mathématique de cette méthode* (l'allométrie) *est justifiée par les nombreux avantages qu'on peut tirer de la comparaison directe des indices de relation* (= dispersion), *pour une espèce ou une structure* (= unité encéphalique) *déterminées.* »

II. L'indice d'évolution (I_e) des espèces et des familles d'Urodèles

L'allométrie moyenne que nous venons de déterminer permet le calcul, pour les unités encéphaliques de chaque espèce, d'un indice de dispersion (Id) à la base de l'estimation de niveaux évolutifs et de potentialités évolutives.

1. **Niveau évolutif des espèces étudiées** (tabl. II)

Nous aurons l'occasion au cours de la discussion d'expliciter le contenu épistémologique du concept de niveau évolutif. Présentement, nous considérons que l'indice d'encéphalisation (Ien), l'indice de dispersion (Id) et l'indice d'évolution (Ie) sont des critères d'anatomie comparée quantitative, représentant le développement des unités encéphaliques des espèces. Avant de dégager d'éventuelles différences évolutives d'une famille d'Urodèle à une autre, nous donnerons pour chaque espèce son indice d'encéphalisation, l'importance relative de ses étages encéphaliques et le niveau évolutif qui en résulte.

a — *L'indice d'encéphalisation (Ien) des espèces* (tabl. II ; fig. 1)

Depuis notre article précédent (Thireau, 1975*b*) nous avons disposé de nouvelles espèces : *Amphiuma tridactylum* (Ien = 73) qui est peu encéphalisé ; *Chioglossa lusitanica* (Ien = 114) et *Taricha granulosa* (Ien = 108) qui, en revanche, sont parmi les Salamandridae les plus encéphalisés tandis que *Salamandrina terdigitata* (Ien = 91) ne l'est que faiblement.

La comparaison des valeurs Ien pour les mêmes espèces, dans Thireau, 1975*b*, et dans la présente note, montre quelques variantes normales compte tenu d'un ensemble de facteurs déjà évoqués. L'important est de dégager des tendances et, à part quelques exceptions que nous soulignons, les résultats de la présente note sont voisins de ceux proposés dans Thireau, 1975*b*. Toutefois, *Euproctus montanus* est en fait beaucoup moins encéphalisé que nous le pensions (Ien = 121 ; Thireau, 1975*b*) et l'on doit le placer dans le lot de Salamandridae peu encéphalisés puisque Ien = 86 : il en va de même pour *Triturus montandoni* dont Ien = 84 (contre Ien = 104 dans Thireau, 1975*b*). En revanche, *Cynops pyrrhogaster* Ien = 111 (Ien = 103, Thireau, 1975*b*) et le genre *Taricha* ont une encéphalisation assez élevée et à un moindre titre également *Ambystoma* sp. (l'axolotl) puisque Ien = 107

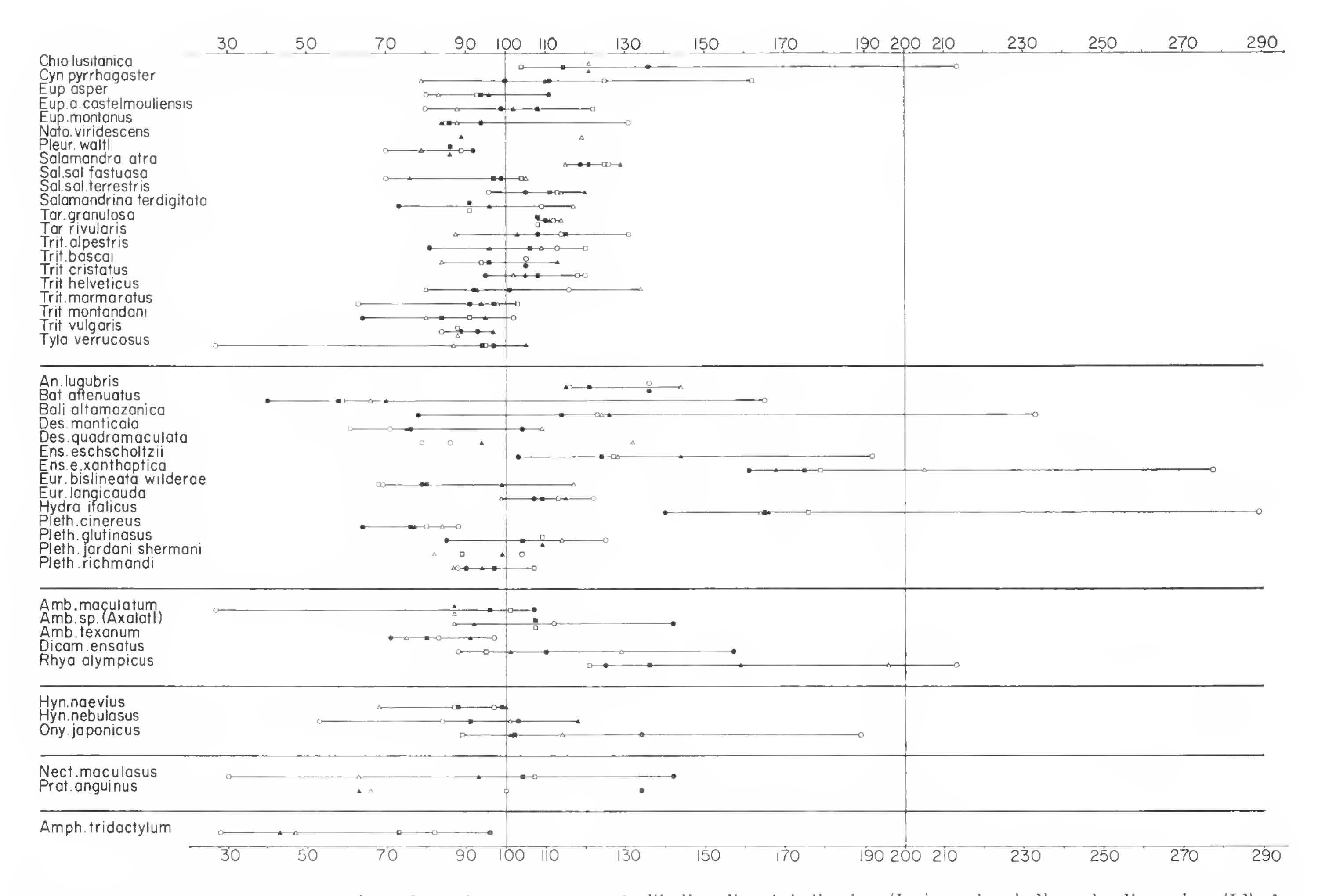


Fig. 1. — Représentation schématique des valeurs moyennes de l'indice d'encéphalisation (Ien) et des indices de dispersion (Id) des étages encéphaliques, chez les Urodèles.
Se reporter au tableau II pour interpréter les abréviations des noms de genre et pour la valeur des indices, chiffrée sur les échelles. Carré noir : Ien ; carré blanc : Id du télencéphale ; triangle noir : Id du diencépahle ; triangle blanc : Id du mésencéphale ; cercle blanc : Id du métencéphale ; cercle noir : Id du myélencéphale.

(Ien = 84, THIREAU, 1975*b*). Quant aux *Hynobius*, la marge d'évolution est en fait restreinte puisque Ien = 88 chez *Hynobius naevius* et Ien = 91 pour *Hynobius nebulosus*.

En ce qui concerne *Rhyacotriton* (HUMPHREY, 1958) et les Bolitoglossini (KEZER et MACGREGOR, 1971 ; MORESCALCHI, 1971), il semble que leur décompte chromosomique (n = 13) détermine une situation d'exception parmi les Ambystomatidae d'une part et les Plethodontidae d'autre part, ce que nous retrouvons avec l'étude de l'encéphalisation (voir aussi THIREAU, 1975*b*).

b — *Comparaison des indices de dispersion (Id) des étages encéphaliques* (tabl. II ; fig. 1)

L'on peut déterminer pour chaque espèce l'importance relative de chaque étage encéphalique, compte tenu du niveau d'encéphalisation de ces espèces ; nous laissons le soin au lecteur d'établir lui-même ce classement visualisé au tableau II. Nous nous limitons au commentaire des tendances générales de la diversification des indices de dispersion.

Chez les Salamandridae, les Id ne présentent pas un haut niveau de diversification. Avec *Taricha granulosa*, *Triturus vulgaris* et *Salamandra atra*, les étages restent au même indice et ces espèces sont extrêmement peu diversifiées. Certaines espèces, *Euproctus montanus*, *Triturus marmoratus* et *Tylototriton verrucosus*, sont apparemment diversifiées ; en fait, elles doivent au métencéphale seul leur grande marge indiciaire. Celui-ci est soit très développé (*Euproctus montanus*), soit très réduit (*Triturus marmoratus* et *Tylototriton verrucosus*). Chez *Chioglossa lusitanica* et *Cynops pyrrhogaster*, la haute diversification est plus réelle bien qu'encore tributaire de l'important développement du métencéphale. Tous les autres Salamandridae ont une diversification moyenne assez bien équilibrée. Toutefois, leur métencéphale est soit développé (*Triturus montandoni* et *Triturus cristatus*), soit restreint (*Salamandra s. terrestris*, *S.s. fastuosa*, *Pleurodeles waltli*, *Euproctus asper* et *E. a. castelmouliensis*) ; leur myélencéphale est réduit (*Triturus montandoni*, *Triturus cristatus*, *Triturus alpestris* et *Salamandrina terdigitata*) ou développé (*Euproctus asper* et *Pleurodeles waltli*).

Chez les Plethodontidae la diversification est très élevée pour *Batrachoseps attenuatus*, *Bolitoglossa altamazonica*, *Ensatina escholtzii*, *E. e. xanthoptica* et *Hydromantes italicus*. Ces espèces ont en commun la particularité d'avoir un métencéphale très développé et un myélencéphale très réduit. Le même phénomène se rencontre, avec une diversification plus restreinte chez *Plethodon cinereus*, *Plethodon glutinosus* et à un degré encore moindre chez *Eurycea longicauda*. Chez *Aneides lugubris*, *Desmognathus monticola* et *Eurycea bislineata wilderae*, la diversification est moyenne ; elle a pour caractères un myélencéphale développé et un télencéphale réduit. *Plethodon richmondi*, comme les autres espèces du genre, présente une diversification assez réduite. La tribu des Bolitoglossini a une remarquable constance quant à la diversification des unités encéphaliques. Pourtant, leur niveau d'encéphalisation est particulièrement varié d'une espèce à l'autre. Ainsi, le même type encéphalique permet de trouver *Batrachoseps attenuatus*, *Bolitoglossa altamazonica* et *Hydromantes italicus* dans des niches écologiques fort différentes. Ce problème méritera d'être repris à la lumière d'autres résultats. Par ailleurs, *Ensatina* s'écarte des Plethodontini et semble beaucoup plus proche des Bolitoglossini.

Les Ambystomatidae présentent un bon niveau de diversification avec *Dicamptodon ensatus* et *Rhyacotriton olympicus* mais l'Id des étages est variable ; en particulier, le métencéphale, très développé chez *R. olympicus*, est très réduit chez *D. ensatus*. Le genre *Ambys-*

toma présente une certaine hétérogénéité : l'apparente diversification d'*Ambystoma maculatum* est liée au très faible développement de son métencéphale. En revanche, *Ambystoma texanum* est assez peu diversifié. Ne connaissant pas l'espèce d'axolotl dont nous avons disposé, il est hasardeux d'affirmer que le passage de l'état néotèque à celui d'adulte métamorphosé n'entraîne pas de modification quantitative notable de l'encéphale (Delsol, 1962).

En ce qui concerne les Proteidae, les travaux de Kezer, Seto et Pomerat (1965), Larsen et Guthrie (1974) tendent à prouver que cette famille est naturelle. Nos résultats montrent une diversification forte et équilibrée des unités encéphaliques de *Proteus anguinus* et *Necturus maculosus* mais chez celui-ci le diencéphale est plus développé.

Les Amphiumidae avec *Amphiuma tridactylum* ont une bonne diversification équilibrée.

e — *L'indice d'évolution Ie des diverses espèces* (tabl. II ; fig. 2)

La liaison Pe (frais ou reconstitué) / Ps permet le calcul d'indices d'encéphalisation (Ien) dont nous avons déjà discuté la signification dans la présente note et dans Thireau, 1975*b*. L'avantage de l'indice d'évolution (Ie) est de pondérer chaque étage encéphalique au même volume de base ($b^o = 100$). En conséquence, un étage très peu volumineux comme le métencéphale aura une représentation comparable à celle de tout autre étage dans le calcul de Ie. A partir des valeurs I_e des espèces, nous pouvons établir un rangement d'ordre croissant (tabl. II) que nous discuterons avec la recherche d'un lot d'espèces de « base ». Comme nous l'avions déjà mis en évidence avec le calcul de l'indice d'encéphalisation, il se confirme que le gradient évolutif affecte l'ensemble des espèces de chacune des familles. Celles-ci représentent donc autant de radiations adaptatives dont l'évolution peut être recherchée.

2. **L'indice d'évolution** (Ie) **des familles d'Urodèles**

Pour déterminer cet indice l'on rapporte la moyenne familiale des indices de dispersion (Id) des étages encéphaliques à la valeur la plus faible trouvée (Amphiumidae). Le classement obtenu est le suivant : Amphiumidae, $0,83 < Ie = 1,00 < 1,17$; Proteidae, $1,27 < Ie = 1,47 < 1,67$; Salamandridae, $1,42 < Ie = 1,72 < 2,01$; Hynobiidae, $1,45 < Ie = 1,73 < 2,01$; Ambystomatidae, $1,49 < Ie = 1,86 < 2,23$ et Plethodontidae $1,61 < Ie = 2,02 < 2,42$. Malgré l'inégalité des effectifs d'une famille à l'autre (Salamandridae, n = 20 ; Plethodontidae, n = 12 ; Ambystomatidae, n = 5 ; Hynobiidae, n = 3 ; Proteidae, n = 1 et Amphiumidae, n = 1) et la variabilité entourant les valeurs centrales, l'on peut considérer que l'évolution des Urodèles présente un gradient ; nous y reviendrons au cours de la discussion. A partir de l'indice d'encéphalisation nous avions montré qu'il n'existe pas de sauts évolutifs au sein des Urodèles (Thireau, 1975*b*). En revanche, l'indice d'évolution des familles (qui traduit mieux le phénomène d'évolution en pondérant la différence volumétrique des étages encéphaliques) met en évidence un certain gradient évolutif.

III. L'indice de potentialité évolutive (Ipe) chez les Urodèles

Si l'on compare entre eux l'encéphale et ses étages au moyen de l'indice de potentialité évolutive, on obtient le classement suivant : encéphale, 0,93 < Ipe = 1,00 < 1,07 ; diencéphale, 0,96 < Ipe = 1,08 < 1,21 ; myélencéphale, 1,02 < Ipe = 1,16 < 1,30 ; télencéphale, 1,05 < Ipe = 1,17 < 1,29 ; mésencéphale, 1,26 < Ipe = 1,47 < 1,68 ; métencéphale, 1,70 < Ipe = 2,87 < 4,04. Plus l'Ipe est élevé, plus l'unité encéphalique est évolutive. Nous remarquons que l'Ipe de l'encéphale est moindre que n'importe lequel de ses étages. Dans le tableau I nous donnons la valeur du coefficient de corrélation (r) pour chaque allométrie encéphalique. Plus r est élevé plus Ipe est faible (r = 0,9612, Ipe = 1 pour l'encéphale) ; en contrepartie plus r est faible plus Ipe est grand (r = 0,6426, Ipe = 2,87 pour le métencéphale). Mais compte tenu que, d'une part, l'effectif retenu pour le calcul de l'Ipe est constant (n = 42) et que, d'autre part, les indices de dispersion (d'où les Ipe dérivent) sont tirés d'une allométrie moyenne, il ne faut pas s'attendre à une parfaite juxtaposition du classement des r et des Ipe de l'ensemble des unités encéphaliques. Nous estimons donc qu'en dehors des cas limites déjà évoqués le mésencéphale a des potentialités évolutives assez élevées (Ipe = 1,47) ; quant aux autres étages (diencéphale, myélencéphale et télencéphale), leurs potentialités évolutives restreintes permettent de les regrouper.

IV. Recherche d'un lot d'espèces d'Urodèles de « base » (Fig. 2)

L'étude neuroanatomique quantitative des Urodèles, telle que nous la concevons, nécessiterait de posséder un ou plusieurs encéphales (accompagnés des valeurs Pe et Ps) pour toutes les espèces (et sous-espèces) du groupe étudié. Ce vœu n'est pas réalisable mais avec plus de 40 espèces et sous-espèces d'Urodèles, nous possédons environ 10 % de l'effectif mondial. Comme ces animaux sont répartis à travers l'ensemble des familles, nous pouvons considérer qu'ils fournissent une approche fiable de l'ordre. En conséquence, nous pouvons chercher à extraire un lot d'animaux qui auraient l'avantage de fournir une référence constante malgré les adjonctions ultérieures. C'est ainsi que Bauchot (1963) a été conduit à rassembler 8 espèces d'Insectivores terrestres typiques de référence (niveau T). En 1964, Bauchot et Stephan constituent un lot d'Insectivores de « base » pour les plus primitifs d'entre eux. En 1966, ces mêmes auteurs définissent le concept de « lot de base » avec plus de précision. Les espèces de ce lot doivent être connues par des poids somatiques et encéphaliques moyens sûrs ; elles doivent comporter entre elles une amplitude des poids somatiques (Ps) et encéphaliques (Pe) aussi large que possible, elles doivent posséder un degré d'organisation encéphalique aussi voisin que possible et une encéphalisation faible (= animaux sans adaptation marquée et primitifs.)

Comme nous l'avons déjà dit, l'indice d'évolution Ie a une portée phylogénétique supérieure à l'indice d'encéphalisation Ien. Nous pouvons rassembler des espèces primitives à Ie faible : *Amphiuma tridactylum* (Ie = 1), *Plethodon cinereus* (Ie = 1,33), *Batrachoseps attenuatus* (Ie = 1,35), *Ambystoma maculatum* (Ie = 1,38), *Tylototriton verrucosus* (Ie =

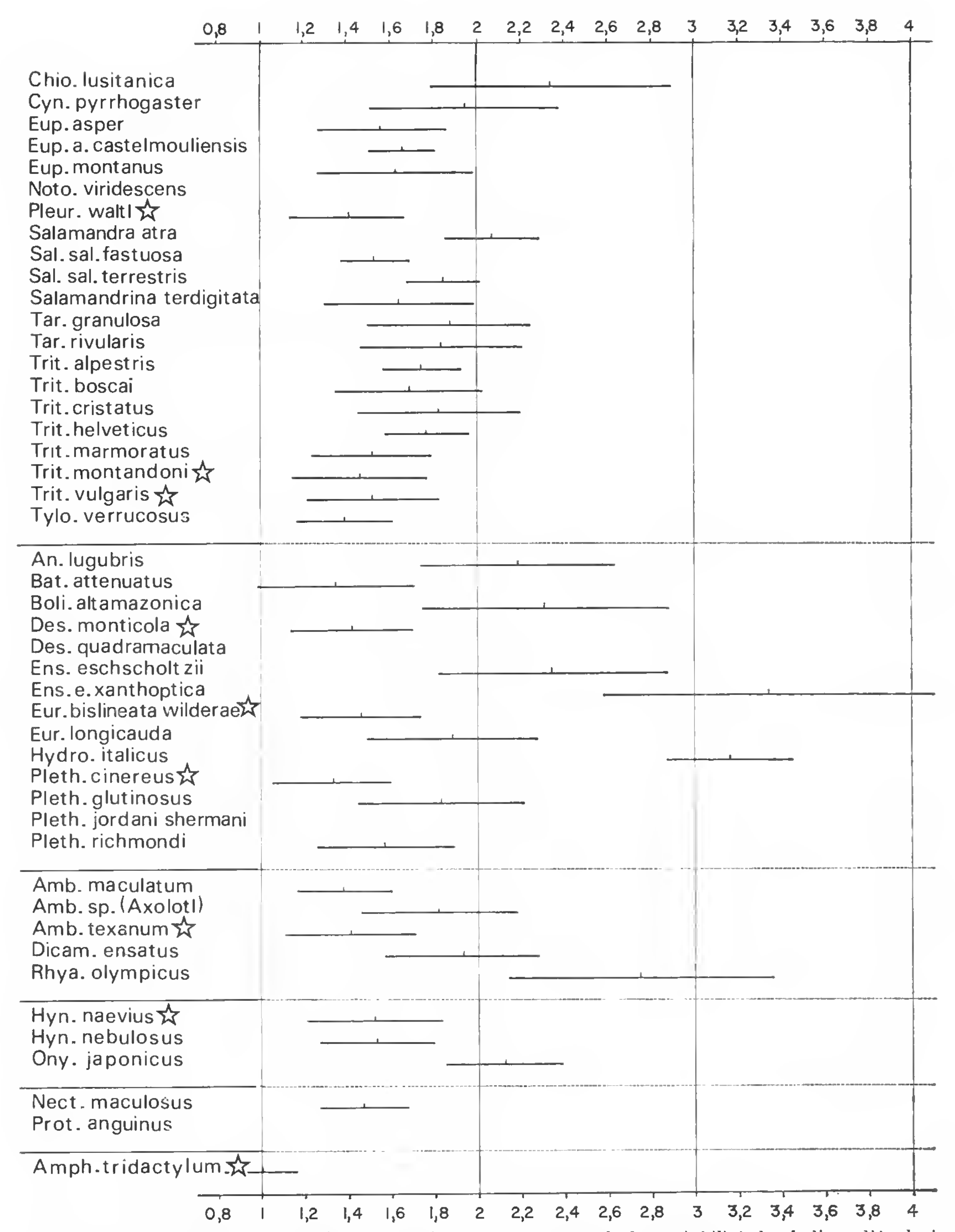


Fig. 2. — Représentation schématique des valeurs moyennes et de la variabilité des indices d'évolution (Ie) de l'encéphale des Urodèles. Les espèces suivies d'un astérisque constituent le lot de « base ». Se reporter au tableau II pour interpréter les abréviations des noms de genre et pour la valeur des indices, chiffrée sur les échelles.

1,39), *Pleurodeles waltli* (Ie = 1,41), *Ambystoma texanum* (Ie = 1,41), *Desmognathus monticola* (Ie = 1,42), *Eurycea bislineata wilderae* (Ie = 1,46), *Triturus montandoni* (Ie = 1,46), *Necturus maculosus* (Ie = 1,47), *Hynobius naevius* (Ie = 1,52), *Triturus marmoratus* (Ie = 1,52) et *Triturus vulgaris* (Ie = 1,52).

Certaines espèces (*T. marmoratus*, *T. verrucosus*, *B. attenuatus* et *A. maculatum*) ont un degré d'organisation métencéphalique particulier (tabl. II) et il ne faut pas les retenir dans un lot de « base » sans adaptation marquée. Nous retirons aussi *N. maculosus* dont l'encéphale est trop diversifié (tabl. II). En conséquence, le lot de « base » des Urodèles est constitué par les espèces suivantes : *Amphiuma tridactylum*, *Plethodon cinereus*, *Pleurodeles waltli*, *Ambystoma texanum*, *Desmognathus monticola*, *Eurycea bislineata wilderae*, *Triturus montandoni*, *Hynobius naevius* et *Triturus vulgaris*. Dans ce lot de 9 espèces de base nous remarquons que : l'amplitude des Ps a un facteur 500 entre les petites espèces (*P. cinereus*, *E. bislineata wilderae*, *T. vulgaris*) et la plus grande (*A. tridactylum*) ; l'amplitude des Pe est d'environ 25 entre *P. cinereus* et *A. tridactylum*. La marge d'évolution (Me) de l'indice d'évolution est Me = 1,52 pour les Urodèles de « base » contre Me = 3,34 pour l'ensemble des Urodèles.

DISCUSSION — CONCLUSION

Avant d'entreprendre la discussion de nos résultats nous estimons souhaitable de rappeler la fonction classiquement attribuée par les auteurs aux divers étages encéphaliques des Amphibiens. Le télencéphale a essentiellement un rôle olfactif (nerf I et nerf voméronasal, bulbes olfactifs, paléopallium, archipallium), tandis que la zone subpalliée reçoit des apports olfactifs mais aussi des informations sensorielles diencéphaliques (thalamus dorsal). Le diencéphale a un toit olfactif (épithalamus), des parois latérales sensitives (thalamus dorsal) et motrices (thalamus ventral), un plancher coordinateur du système végétatif (hypothalamus). Le mésencéphale a un rôle visuel (nerf II, tectum opticum) et stato-acoustico-latéral (tores semi-circulaires) ; par ailleurs il est l'origine des nerfs moteurs crâniens III et IV (tegmentum). Le métencéphale a un rôle stato-acoustico-latéral (archicérebellum) ; il contrôle la posture et reçoit des informations optiques (paléocérebellum). Le myélencéphale est formé par les noyaux des nerfs crâniens V à X.

L'article de Jørgensen (1974) fournit une mise au point sur les fonctions d'intégration de l'encéphale des Amphibiens pour les comportements alimentaire et de fuite, le comportement reproducteur et le contrôle des activités hypophysaires ; ces trois directions d'investigation correspondent aux tendances actuelles de la recherche. Bien qu'il ne soit pas encore possible d'établir une relation étroite entre les travaux de neurophysiologie et de neuroanatomie, nous jugeons souhaitable de comparer les résultats acquis en neurophysiologie du comportement alimentaire et de fuite, d'une part, du comportement reproducteur, d'autre part, avec le niveau d'encéphalisation des unités impliquées.

Le travail de Diebschlag (1935) apporte des généralités sur le rôle de l'encéphale par des expérimentations sur *Triturus cristatus*, *Triturus alpestris* et *Triturus vulgaris*. Chez les Urodèles aquatiques, la localisation des proies fait intervenir la vue, l'olfaction et la ligne latérale (Nicholas, 1921). La ligne latérale peut suffire pour détecter des proies

en mouvement chez l'axolotl (Scharrer, 1932 ; Detwiler, 1945). Nous avons montré que chez l'axolotl le mésencéphale est peu développé tandis que le télencéphale a un développement normal (tabl. II). Si nous considérons quelques espèces inféodées au milieu aquatique (axolotl, *Necturus maculosus*, *Proteus anguinus* et *Amphiuma tridactylum*), nous remarquons un développement du télencéphale (donc de l'olfaction) supérieur à celui du mésencéphale (tabl. II). Il ne semble pas qu'il y ait dominance du rôle de la vue sur celui de l'olfaction (ou l'inverse) pour l'ensemble des Urodèles terrestres ; il s'agirait plutôt d'une tendance phylogénétique comme le montre la comparaison des Salamandridae et des Plethodontidae. Chez les Salamandridae l'olfaction est plus développée que la vue ; chez des formes évoluées comme les Plethodontidae c'est la vue qui domine (tabl. II).

L'intégration encéphalique du comportement migratoire vers les lieux de reproduction a été étudiée chez quelques espèces. Blanchard (1930) chez *Ambystoma maculatum* et Hurlbert (1969) chez *Notophthalmus viridescens* ont montré qu'il y a une corrélation entre migrations de reproduction et certains facteurs climatiques. Les travaux récents sur le genre *Taricha* pour la toxicité de la peau (Brodie et coll., 1974), l'électrophorèse des deshydrogénases (Salthe et Kitto, 1966) et la génétique des populations (Hedgecock et Ayala, 1974) mettent en évidence une forte variation interspécifique en particulier entre *T. rivularis* et *T. granulosa*. Selon Grant, Anderson et Twitty (1968), *Taricha rivularis* est incapable de trouver une orientation migratoire convenable si son olfaction est supprimée. Or, nous avons montré (tabl. II) que l'étage encéphalique le plus développé de *T. rivularis* est précisément le télencéphale (responsable de l'olfaction). Chez *Taricha granulosa*, étudié par Landreth et Ferguson (1967), l'olfaction ne joue aucun rôle dans l'orientation migratoire et le télencéphale est le moins développé des étages encéphaliques (tabl. II). En revanche le mésencéphale est l'étage le plus développé ; selon Landreth et Ferguson (1967), le tectum opticum serait en cause dans l'orientation migratoire de cette espèce.

Ces exemples montrent qu'il existe un lien entre le développement d'un étage encéphalique et ses capacités fonctionnelles. Les indices de dispersion que nous avons calculés ont donc une signification plus profonde que celle de simple critère d'anatomie comparée. Il ne s'agit pas, bien entendu, d'une démonstration parfaite mais sa base empirique garantit sa valeur. Nos vues rejoignent celles de Jerison (1974) à propos du « principle of proper mass : The mass of neural tissue controlling a particular function is appropriate to the amount of information processing involved in performing the function. This implies that in comparisons among species the importance of a function in the life of each species will be reflected by the absolute amount of neural tissue for that function in each species. It also implies that, within a species, the relative mass of neural tissue associated with different functions are related to the relative importance of the functions in the species ». Selon Jerison (1974), le volume d'une unité encéphalique est une expression de la quantité neuronique ; toutefois, le nombre de neurones n'étant pas aussi fondamental que le réseau interneuronique, un problème se pose. L'auteur considère alors que « there must be an intimate relationship between the number of neurons and the complexity of the neuronal network ». Dans un travail ultérieur sur la densité et le diamètre nucléaires des structures télencéphaliques des Urodèles, nous aurons l'occasion de reprendre ce problème qui déborde le cadre de notre article.

A l'occasion d'un précédent travail (Thireau, 1975*c*) nous avons fait quelques remarques sur les insuffisances méthodologiques de Röhrs (1955) ; cependant, nous nous proposons

de comparer nos résultats avec ceux de cet auteur sur l'analyse volumétrique encéphalique. Avec l'étude de la forme encéphalique et du développement pallié, Röhrs pense que les Plethodontidae sont hautement différenciés. Ceci apparaît aussi à partir des valeurs des indices de dispersion, d'encéphalisation et d'évolution. De plus, par rapport aux Plethodontidae de « base » (*Desmognathus monticola*, *Eurycea bislineata wilderae* et *Plethodon cinereus*), l'ensemble des autres espèces est progressif ; quant à *Batrachoseps attenuatus*, il représente une adaptation régressive. Nous ne partageons absolument pas le point de vue de Röhrs qui veut qu'hormis la zone palliée, le reste de l'encéphale soit sans potentialité évolutive. Nous avons montré au contraire combien sont évolutifs les étages mésencéphalique et métencéphalique. Chez *Proteus anguinus*, Röhrs note un développement du diencéphale ; ceci nous semble inexact d'après nos résultats, cet étage étant peu développé. Nous n'avons pas de donnée quantitative sur le métencéphale qui semble réduit à de petits auricules. Nos résultats sont à rapprocher de ceux de Durand (1971) ; pour cet auteur, « le développement des régions diencéphaliques et mésencéphaliques est moindre ». Enfin, Röhrs attribue une nette position d'exception à l'encéphale de *Triturus alpestris* ; nos résultats permettent tout au plus de considérer cette espèce comme normalement progressive.

L'évolution des familles d'Urodèles à partir des résultats de l'indice d'évolution (Ie) est fournie par l'importance de la variabilité interspécifique. Il est bien évident que si l'encéphale est un bon organe d'enregistrement des phénomènes évolutifs, il ne peut pas déterminer à lui seul le niveau d'évolution d'une famille. Les valeurs Ie de chacune des familles étudiées ne sont connues qu'à partir d'un nombre limité d'espèces, l'ordre croissant de fiabilité s'établissant ainsi : Plethodontidae, Ambystomatidae, Hynobiidae, Proteidae, Salamandridae, Amphiumidae [1]. Il convient de souligner que les Amphiumidae qui ont servi de famille de « base » pour le calcul des valeurs Ie représente la famille la plus fiable de toutes celles qui sont étudiées. L'indice d'évolution des familles (Ie) fournit le classement suivant par ordre croissant de niveau évolutif : Amphiumidae, Proteidae, Salamandridae, Hynobiidae, Ambystomatidae et Plethodontidae. Ce gradient évolutif témoigne d'un stade actuel d'évolution croissant sans préjuger du caractère plus ancien des familles à indice d'évolution faible. Pour qu'il en soit ainsi, il faudrait que la vitesse d'évolution phylogénétique soit constante quelle que soit la famille. Le problème, en fait, n'est pas simple et il serait prématuré de pousser plus avant la discussion. Nous préférons attendre d'autres résultats d'ensemble chez les familles d'Urodèles (pour le volume, la densité et le diamètre nucléaires des structures et des zones télencéphaliques) afin de savoir si nous devons donner au classement familial des Urodèles que nous proposons une valeur générale. Alors seulement il deviendra possible de relier nos résultats aux travaux d'ensemble discutant des affinités évolutives du groupe.

Remerciements

Je remercie M. le Pr. R. Bauchot d'avoir eu l'obligeance de relire mon manuscrit. Je remercie aussi Mme J. Poullaouec-Defay pour sa participation au travail technique et toutes les personnes m'ayant fourni des animaux (Mmes et MM. Alcher, Carver, Crespo, Morizot, Mundel, Pine, Tuck et Zagaglioni).

1. Pour chaque famille, nous calculons l'effectif total d'espèces et de sous-espèces étudiées en % du contingent mondial. Nous considérons comme une constante, d'une famille à l'autre, la représentativité des espèces et sous-espèces retenues dans chacune d'elles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bauchot, R., 1963. — L'architectonique comparée, qualitative et quantitative du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, Paris, **27**, suppl. 1 : 1-400.

Bauchot, R., et R. Platel, 1973. — L'encéphalisation. *La Recherche*, Paris, **4** (40) : 1069-1077.

Bauchot, R., et H. Stephan, 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta zool., Stockh.*, **45** : 63-75.

Bauchot, R., et H. Stephan, 1966. — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, Paris, **30** (1) : 160-196.

Blanchard, F., 1930. — The stimulus to the breeding migration of the spotted salamander, *Ambystoma maculatum* (Shaw). *Am. Nat.*, **64** : 154-167.

Brodie, E., L. Hensel, et J. Johnson, 1974. — Toxicity of the Urodele Amphibians *Taricha*, *Notophthalmus*, *Cynops* and *Paramesotriton* (Salamandridae). *Copeia*, n° 2 : 506-511.

Delsol, M., 1962. — Le déterminisme endocrinien de la métamorphose chez les Amphibiens. Traits particuliers de l'endocrinologie de l'adulte. Conférences de l'Institut de Zoologie, Nancy, 16 p.

Detwiler, S., 1945. — The results of unilateral and bilateral extirpation of the forebrain of *Amblystoma*. *J. exp. Zool.*, **100** (3) : 103-117.

Durand, J.-P., 1971. — Recherches sur l'appareil visuel du protée, *Proteus anguinus* Laurenti, Urodèle hypogé. *Annls Spéléol.*, **26** (3) : 498-824.

Diebschlag, E., 1935. — Zur Kenntis der Grosshirnfunktionen einiger Urodelen und Anuren. *Z. vergl. Physiol.*, **21** : 343-394.

Grant, D., O. Anderson et V. Twitty, 1968. — Homing Orientation by Olfaction in Newts (*Taricha rivularis*). *Science, Washington*, **160** (3834) : 1354-1356.

Hedgecock, D., et F. Ayala, 1974. — Evolutionary Divergence in the Genus *Taricha* (Salamandridae). *Copeia*, n° 3 : 738-747.

Humphrey, D., 1958. — New chromosome number for the order Caudata. *Science, Washington*, **128** : 304.

Hurlbert, S., 1969. — The breeding migrations and interhabitat wandering of the vermilion-spotted newt *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecol. Monogr.*, **39** (2) : 465-488.

Jerison, H., 1973. — Evolution of the Brain and Intelligence. Academic Press, New-York, xiv + 482 p.

Jørgensen, C., 1974. — Integrative Functions of the Brain. *In* : Physiology of the Amphibia. II. Academic Press, New-York, xi + 592 p.

Kezer, J., et H. MacGregor, 1971. — A fresh look at meiosis and centromeric heterochromatin in the red-backed salamander, *Plethodon cinereus cinereus* (Green). *Chromosoma*, **33** : 146-166.

Kezer, J., T. Seto, et C. Pomerat, 1965. — Cytological evidence against parallel evolution of *Necturus* and *Proteus*. *Am. Nat.*, **99** : 153-158.

Landreth, H., et D. Ferguson, 1967. — Newts : Sun-Compass Orientation. *Science, Washington*, **158** (3807) : 1459-1461.

Larsen, J., et D. Guthrie, 1974. — Parallelism in the Proteidae Reconsidered. *Copeia*, n° 3 : 635-643.

Morescalchi, A., 1971. — Comparative Karyology of the Amphibia. *Boll. Zool.*, **38** (3) : 317-320.

Nicholas, J., 1922. — The reactions of *Amblystoma tigrinum* to olfactory stimuli. *J. exp. Zool.*, **35** : 257-281.

Rohrs, M., 1955. — Vergleichende Untersuchungen an Hirnen verschiedener Urodelen. *Z. wiss. Zool.*, **158** (2/4) : 341-420.

Salthe, S., et G. Kitto, 1966. — Electrophoretic Patterns of Dehydrogenases in Salamanders of the Genus *Taricha*. *Copeia*, nº 1 : 130-132.

Scharrer, E., 1932. — Experiments on the function of the lateral-line organs in the larvae of *Amblystoma punctatum*. *J. exp. Zool.*, **61** (1) : 109-114.

Stephan, H., et P. Pirlot, 1970. — Volumetric Comparisons of Brain Structures in Bats. *Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, Frankfurt a/Main, **8** (3) : 200-236.

Teissier, G., 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** (1) : 14-53.

Thireau, M., 1973*a*. — L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). La relation encéphalo-somatique et le dimorphisme sexuel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 188, Zool. 127 : 1497-1513.

— 1973*b*. — L'encéphale de *Triturus helveticus helveticus* (Razoumowsky, 1789) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 199, Zool. 131 : 1621-1631.

— 1975*a*. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 297, Zool. 207 : 467-482.

— 1975*b*. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. II. Relations interspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 297, Zool. 207 : 483-501.

— 1975*c*. — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 297, Zool. 207 : 503-535.

— 1975*d*. — Variabilité dans l'analyse volumétrique de l'encéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata). *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, 100 : 375-384.

— 1975*e*. — Données sur la variabilité volumétrique dans l'analyse de l'encéphale d'*Hydromantes italicus* Dunn (Amphibia, Caudata). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 322, Zool. 229 : 1065-1080.

Thireau, M., R. Bauchot, R. Platel et J.-M. Ridet, 1973. — L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 106, Zool. 80 : 49-65.

Manuscrit déposé le 13 mars 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 378, mai-juin 1976, Zoologie 266 : 527-544.

Achevé d'imprimer le 30 juillet 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés dirctement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.